第40卷 第9期
2023年9月

干 旱 区 研 究
ARID ZONE RESEARCH

Vol. 40 No. 9
Sep. 2023

盐碱胁迫对菊芋渗透调节及抗氧化酶系统的影响

钱 玥[1,2]， 李思源[1,2]， 饶良懿[1,2]

（1. 北京林业大学水土保持学院，北京 100083；2. 北京林业大学林业生态工程教育部工程研究中心，北京 100083）

摘 要： 为揭示植物在盐碱胁迫下的生理响应，选择菊芋（*Helianthus tuberosus*）为研究对象，设置营养土组（CK）、轻度盐碱土组（LS）和中度盐碱土组（MS）3个不同处理，研究不同盐碱胁迫强度下菊芋有机渗透调节物质（可溶性糖、可溶性蛋白、脯氨酸）、丙二醛（MDA）含量以及抗氧化酶系统活性[超氧化物歧化酶（SOD）、过氧化物歧化酶（POD）、过氧化氢酶（CAT）]等生理指标的变化。研究结果表明：（1）不同盐碱胁迫强度下菊芋叶片可溶性糖、脯氨酸和可溶性蛋白等有机渗透调节物质含量均出现增加。（2）各组间MDA含量无显著差异，随着盐碱胁迫强度的增加，菊芋叶片SOD、POD、CAT等抗氧化酶系统活性指标均表现出上升趋势。与同期CK组相比，盐碱胁迫150 d，LS和MS组SOD活性分别显著增加22.13%和26.49%，LS和MS组CAT活性较CK组分别显著增加81.66%和92.38%（$P<0.05$），MS组POD活性在测定期间均显著高于同期CK组。上述研究结果表明在盐碱胁迫下，菊芋通过增加体内渗透调节物质（可溶性糖、可溶性蛋白、脯氨酸）含量和激活抗氧化酶系统（SOD、CAT、POD）来提高其抗性，具有较强耐盐碱能力。

关键词： 盐碱胁迫；菊芋；有机渗透调节物质；抗氧化酶系统

盐碱化土壤是重要的后备耕地资源，其开发利用对保障国家和地区粮食安全具有重要战略意义。内蒙古乌梁素海流域河套灌区位于我国西北干旱半干旱区，由于独特的气候和水文地质条件，导致当地土壤次生盐碱化频发，耕地生产能力不断下降，影响农业可持续发展。盐碱地土壤含盐量高，较高的土壤溶液浓度抑制了植物吸收水分和养分的能力，严重影响植物正常生长。其中，过多盐分累积引起的盐碱胁迫对植物造成的不良影响可大体分为两种：一种是迅速的渗透胁迫，另一种是缓慢的离子毒害[1-2]。前者主要表现为植株产生生理干旱而关闭气孔，减弱蒸腾作用，降低水分消耗，从而使CO_2的扩散阻力增加，限制叶片的光合速率；而离子毒害则阻碍植物新叶的生长，降低其生物量积累，从而导致氧化破坏作用，并产生大量活性氧[3]。土壤盐碱化影响全球农业生产和生态环境，目前盐碱地约占陆地面积的25%，有学者预测到2050年全球盐碱化耕地的比例可能达到50%[4]。Rozema等[5]指出生物技术，特别是培养耐盐植物，可以帮助解决世界范围内的盐碱化问题。因此，研究盐碱胁迫对植物的生理影响，能帮助认识其抗性机理，将有助于耐盐植物的开发和盐碱地的合理改造和利用。

植物在应对外界非生物胁迫时，主要通过渗透调节来实现生理适应。渗透调节指植物通过合成有机物质发挥渗透调节作用，从而使细胞水势下降，在一定程度上保证自身渗透压的稳定，增加细胞质的浓度，减少渗透势，以促进其对水分的吸收和充分利用，帮助植物抵御不利环境，确保其正常生理活动[6]。此外，植物遭受逆境胁迫时细胞膜首先受到伤害，丙二醛（Malondialdehyde，MDA）是植物脂质过氧化的最终分解产物，是反映逆境下植物脂质过氧化反应的一个重要指标[7]。MDA含量愈高，对植株造成的损害愈严重[8]。而在正常环境中，植物

收稿日期： 2023-04-24； **修订日期：** 2023-06-15
基金项目： 中建股份科技研发计划“西北地区生态环境保护与修复关键技术研究与应用（CSCEC-2020-Z-5）”；北京市科技新星计划（2006A22）
作者简介： 钱玥（1997-），女，硕士研究生，从事生态工程与生态系统修复研究. E-mail: qianyuemoon@163.com
通讯作者： 饶良懿. E-mail: raoliangyi@bjfu.edu.cn

体内活性氧(ROS)的产生与清除处于动态平衡状态，ROS保持在一个低的水平，对细胞膜没有损害[9]。而在盐碱胁迫下，植物线粒体和叶绿体中电子传递链的过度还原产生大量ROS引起氧化胁迫。为了维持ROS平衡，缓解盐碱胁迫损害，植物体内形成以抗氧化酶类为主的活性氧清除系统[10]。其中超氧化物歧化酶(Superoxide Dismutase，SOD)、过氧化物酶(Peroxidase，POD)、过氧化氢酶(Catalase，CAT)能够有效去除活性氧物质，减少外界胁迫对植物的损害，提高植物的抗性[11]。

菊芋(*Helianthus tuberosus*)是菊科向日葵属的草本植物，其地下块茎富含淀粉、菊糖等，可作为粮食作物进行食用，被联合国粮农组织称为“21世纪人畜共用作物”。同时也是生物质能源植物，可作为生产淀粉、乙醇的原料。近年来，菊芋耐盐碱特性的研究逐渐受到学者们的关注，不同学者对盐碱胁迫下菊芋幼苗的生长和生理特性开展了研究。例如，韩东洺等[12]通过将菊芋分别播种在农田、轻度盐碱草地和重度盐碱草地后对菊芋进行蛋白组学分析发现，物质代谢平衡调节在萌芽菊芋应对盐碱土壤胁迫过程中有重要作用。高凯等[13]通过对不同盐碱胁迫下菊芋发芽率及菊芋株高、叶片数量、叶片重、叶面积进行测定发现，低盐有助于菊芋萌发，但菊芋株高、叶片数量、叶片重、叶面积随着盐浓度的增加呈现逐渐降低的变化趋势。目前关于盐碱胁迫下菊芋叶片渗透调节物质及抗氧化酶活性变化规律的研究报道较少，尤其是在内蒙古巴彦淖尔市乌梁素海流域。为了探究菊芋是否通过提高体内渗透调节物质含量和抗氧化酶活性来响应和适应盐碱胁迫，本研究采用盆栽模拟试验，通过测定菊芋叶片有机渗透调节物质(可溶性糖、可溶性蛋白、脯氨酸)含量研究盐碱胁迫下菊芋渗透调节物质合成和消耗规律；通过测定菊芋叶片丙二醛(MDA)含量变化了解菊芋脂质过氧化程度；同时通过测定抗氧化酶(SOD、POD、CAT)含量探究盐碱胁迫下菊芋抗氧化酶调节机制。研究可为河套灌区及乌梁素海流域盐碱地生物修复途径提供理论指导和借鉴。

1 材料与方法

1.1 供试材料

盐碱土土样采集于内蒙古巴彦淖尔市乌梁素海流域一处盐碱弃耕地(108°43′E，40°46′N)，采集0~20 cm土层作为供试土壤。该地区属于典型的温带大陆性气候，光热资源丰富，昼夜温差大，雨水集中，雨热同期；且地处河套灌区下游，受地下水位、气候条件和灌溉方式等影响，土壤盐渍化和次生盐渍化问题突出。供试土壤的物理性质如表1所示。

试验在北京林业大学三顷园苗圃进行。栽植花盆内径18 cm，外径22 cm，高15 cm；花盆土深13 cm，菊芋块茎埋深10 cm。培养基质为购买的专业营养土和采集的盐碱土。供试菊芋取自于菊芋种植基地，块茎大小均匀，于2021年6月1日种植，为保证植株的正常生长，予以一般性浇水管理。

1.2 试验设计

试验设置三个处理组，分为营养土组(CK)、盐碱土与营养土按1:1配置成的轻度盐碱土组(LS)以及完全为供试盐碱土的中度盐碱土组(MS)，每处理组分别设置4个重复。其中，CK组的土壤含盐量实际在0.05%左右，LS组的土壤含盐量实际在0.2%左右，MS组的土壤含盐量实际在0.33%左右。菊芋在盐碱胁迫120 d进入成熟期，于盐碱胁迫120 d和150 d，即菊芋成熟期后取样两次，采集其自上到下第4至7位完全展开叶，叶片在采集后立即用铝箔纸包扎好放入液氮罐进行冷冻，然后用超低温冷藏，用于测定菊芋渗透调节物质含量和抗氧化酶系统活性，各指标均以叶片鲜重为单位计算。

1.3 指标测定

1.3.1 渗透调节物质测定 称取菊芋叶片约0.2 g，然后向研钵中加入磷酸缓冲剂(0.05 mol·L^{-1}，pH 7.8)，在冰浴中研磨成匀浆，然后在设置为4 ℃、10000 r·min^{-1}条件的低温离心机离心15 min，将上清液作为酶溶液，用于可溶性糖、可溶性蛋白、脯氨酸、丙二醛含量等指标的测定。可溶性糖质量分数

表1 供试土壤物理性质

Tab. 1 Physical properties of experimental soil

土层/cm	土壤质地	土壤含水量/%	容重/(g·cm^{-3})	电导率/(mS·m^{-1})	土壤温度/℃	土壤pH	土壤含盐量/%
0~20	壤土	15.01	1.58	178.60	26.02	8.31	0.33

测定采用蒽酮比色法,可溶性蛋白质量分数测定采用考马斯亮蓝G-250染色法[14],游离脯氨酸采用酸性茚三酮法测定,MDA含量采用硫代巴比妥酸(TBA)法测定[15]。

1.3.2 抗氧化酶活性测定　称取菊芋叶片约0.3 g置于研钵中,加入5 mL PH为7.8的磷酸缓冲液(内含5 mmol·L^{-1} EDTA,2 mmol·L^{-1} ASA,2% PVP),研磨成匀浆,然后在4 ℃、12000 r·min^{-1}下离心20 min,将上清液作为酶溶液,用于SOD、POD、CAT活性等指标的测定。SOD活性测定采用氮蓝四唑光还原(NBT)法,CAT活性测定采用紫外吸收法,POD活性测定采用愈创木酚法[15]。

1.4 分析方法

使用Excel对试验数据进行整理汇总,利用SPSS 23.0对不同试验组处理下的数据进行单因素方差分析,采用Duncan法进行多重比较(P<0.05);用Origin 2021软件进行作图分析。

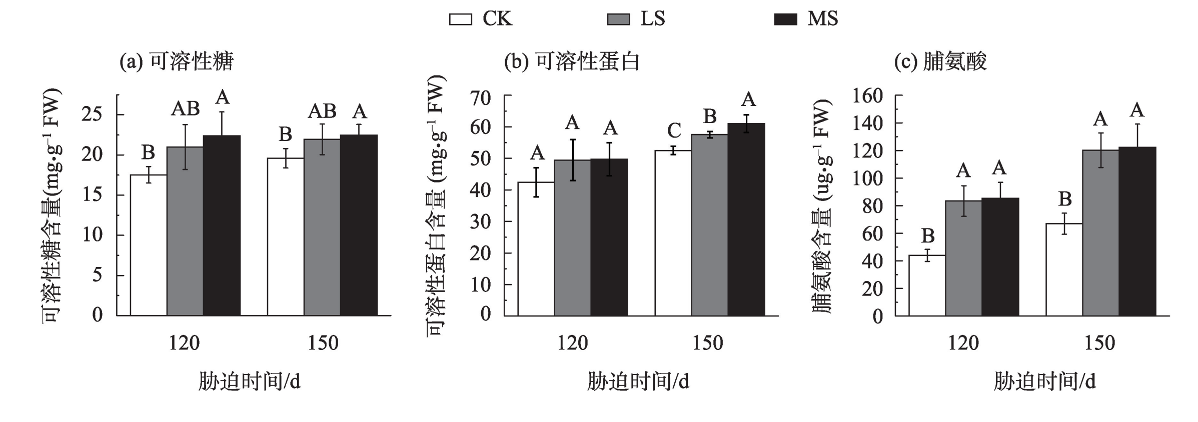
2 结果与分析

2.1 盐碱胁迫对菊芋叶片有机渗透调节物质含量的影响

图1a表明,在菊芋成熟期(盐碱胁迫120~150 d),各组可溶性糖含量均呈现略微上升的趋势。其中,MS组可溶性糖含量均显著高于CK组(P<0.05),总体趋势表现为:MS组>LS组>CK组。盐碱胁迫120 d,与同期CK组相比,LS组可溶性糖含量增加19.75%,MS组显著增加27.73%(P<0.05);盐碱胁迫150 d,MS组可溶性糖含量较CK组显著增加14.76%(P<0.05),与LS组无显著差异。由图1b可以看出,与可溶性糖含量相同,可溶性蛋白含量同样表现出随试验时间的延长而逐渐增长的趋势。盐碱胁迫120 d,与CK组相比,LS和MS组可溶性蛋白含量分别增加16.67%和17.19%,但均未存在显著性差异。而到盐碱胁迫150 d,三组间均呈现出显著差异(P<0.05)。其中与CK组相比,LS和MS组分别显著增加9.62%和16.21%(P<0.05),而与MS组相比LS组显著增加6.02%(P<0.05)。在各时期,可溶性蛋白含量的总体趋势均为:MS组>LS组>CK组。在经历长时间不同强度的盐碱胁迫后,各试验组菊芋叶片脯氨酸含量如图1c所示,可以看出各组的脯氨酸含量呈现出较为明显的增加趋势。盐碱胁迫120 d,与同期CK组相比,LS和MS组的脯氨酸含量分别增加89.33%和93.88%,均存在显著差异(P<0.05)。而到盐碱胁迫150 d,与CK组相比,MS组显著增加82.59%(P<0.05),LS则显著增加79.44%(P<0.05)。组间差异总体表现为MS组>LS组>CK组。

2.2 盐碱胁迫对菊芋叶片MDA含量及抗氧化酶系统活性的影响

比较菊芋叶片MDA含量的变化发现,各试验组菊芋MDA在测定过程中均无显著差异(图2a)。在盐碱胁迫150 d,MS组MDA含量与CK组和LS组相比分别增加15.60%和18.08%,组间差异均不显著。经过120 d的盐碱胁迫后,各试验组SOD、POD及CAT活性变化如图所示,均表现为随胁迫的持续而逐渐增加。由图2b可知,与同期CK组相比,在盐碱胁迫120 d,LS和MS组的SOD活性分别显著增加23.07%和24.89%(P<0.05);盐碱胁迫150 d,LS和MS组与CK组相比分别显著增加22.13%和26.49%



注:不同大写字母表示相同测定时间不同处理组别的差异性显著。下同。

图1 盐碱胁迫对菊芋叶片有机渗透物质含量的影响

Fig. 1 Effects of saline-alkali stress on organic osmoregulation substances of *Helianthus tuberosus*

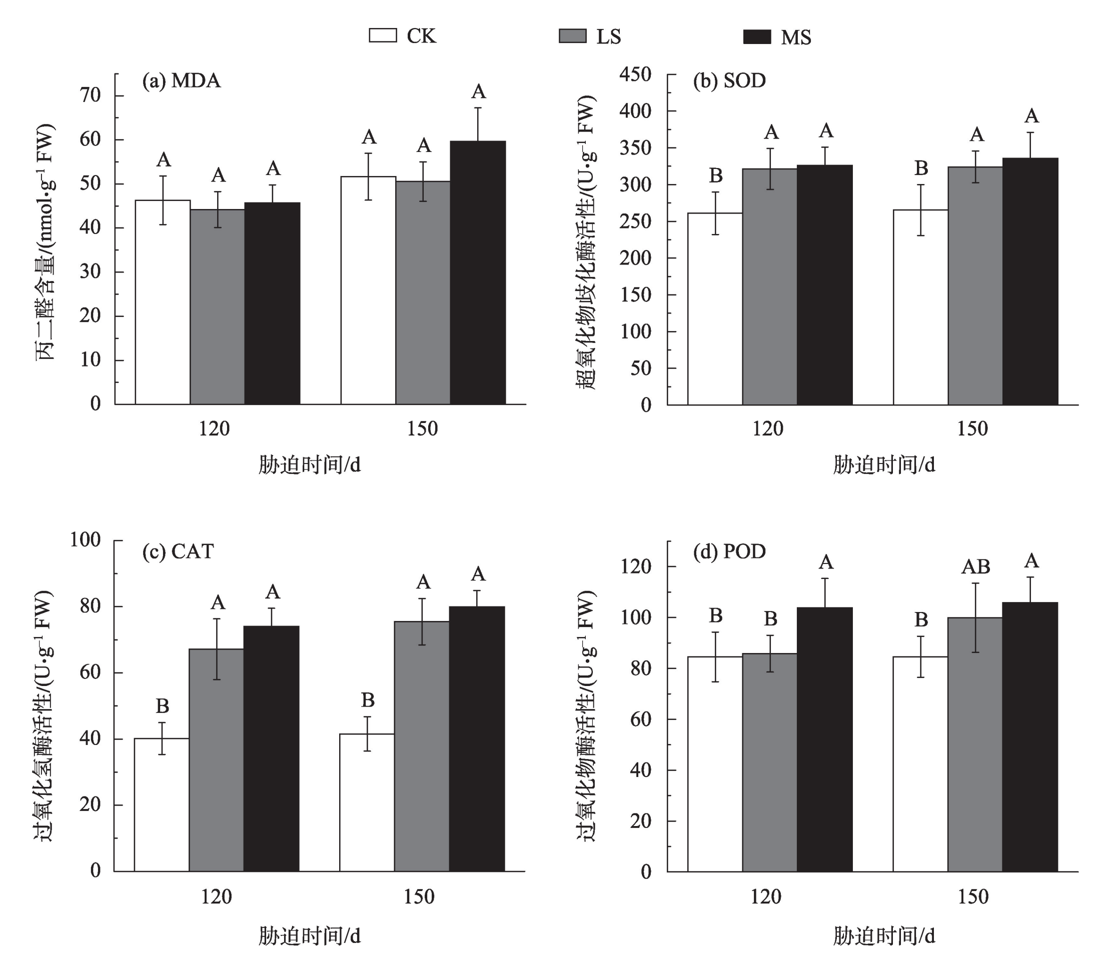


图2 盐碱胁迫对菊芋叶片MDA含量及抗氧化酶系统活性的影响

Fig. 2 Effects of saline-alkali stress on MDA content and antioxidant enzyme activities of *Helianthus tuberosus*

(P<0.05)。由图2c可知,盐碱胁迫120 d,与CK组相比,LS和MS组CAT活性分别显著增加67.20%和84.29%(P<0.05)。而到盐碱胁迫150 d,LS和MS组CAT活性较CK组分别增加81.66%和92.38%,均达到显著差异(P<0.05)。在测定过程中,CAT活性在组间同样表现出:MS组>LS组>CK组。由图2d可知,MS组POD活性在测定期间均显著高于CK组(P<0.05),其中在盐碱胁迫120 d,MS组与CK组相比显著增加22.77%,而在盐碱胁迫150 d显著增加25.20%(P<0.05)。在测定过程中,LS组POD活性较CK组分别增加1.50%和18.11%,均未达到显著差异。

同时,对SOD、CAT和POD活性进行分析后发现,在测定过程中,当长时间受到盐碱胁迫后,MS组SOD活性与LS组相比,由盐碱胁迫120 d的1.48%增加到3.57%,组间差异均不显著;而CAT活性从10.22%降低至5.90%,也未存在显著差异。POD活性则与前两者有所不同,盐碱胁迫120 d,MS组POD活性较LS组显著增加20.96%(P< 0.05),而到盐碱胁迫150 d则只增加6%,且两者间差异并不显著。

3 讨 论

当植物受到盐碱胁迫时,自身可通过合成一些渗透调节物质来抵御盐碱逆境,可溶性糖、可溶性蛋白、脯氨酸等都是常见的渗透调节物质,对于调节渗透平衡、保护细胞结构具有重要作用[16]。本研究表明,菊芋在经历150 d盐碱胁迫后,LS和MS组可溶性糖含量和脯氨酸含量均显著高于CK组(P<0.05)。随着土壤中盐分浓度的增加,可溶性糖含量和脯氨酸含量也相应升高,且脯氨酸含量更为明显,表明菊芋在遭受环境胁迫时,细胞渗透势可通过积累脯氨酸和增加可溶性糖合成等途径进行调节,从而保护细胞的结构与功能。这与柳树(*Salix matsudana*)叶片可溶性糖和脯氨酸含量随着盐碱胁迫浓度增大而增加的变化趋势相一致[8]。张永锋等[17]在对紫花苜蓿(*Medicago sativa*)的研究中也得

到了相似结论，并认为可溶性糖和脯氨酸含量在一定程度上可以作为耐盐碱性生理指标。可溶性蛋白是植物体内重要的渗透调节物质，植物细胞的渗透调节离不开可溶性蛋白，可溶性蛋白可以提高植物叶片细胞组织的保水性，从而抵御外界胁迫压力。本文通过研究发现，不同于可溶性糖含量和脯氨酸含量，可溶性蛋白含量虽然同样表现出随盐碱胁迫强度的增大而增加的趋势，但在盐碱胁迫 120 d 组间差异并不显著，这与榉树（*Zelkova serrata*）在经历 21 d 不同程度盐碱胁迫后可溶性蛋白含量缓慢增加，但各处理组间差异不显著的结果相似，说明此时的盐碱胁迫并没有促进菊芋可溶性蛋白的合成[18]。盐碱胁迫 150 d，组间可溶性蛋白含量随盐碱胁迫强度的增大而增加且表现出显著差异（$P<0.05$），这表明长时间盐碱胁迫促进了菊芋可溶性蛋白的合成，以此来缓解盐碱胁迫带来的伤害。

盐碱等逆境胁迫会破坏植物体内原有的活性氧代谢的动态平衡，促进产生以 MDA 为代表的脂质过氧化产物，这些产物会对细胞形成不良影响；同时，植物细胞也相应地形成了一套完整的抗氧化酶系统以防御活性氧和自由基对膜结构的伤害，并有利于维持膜结构的完整性。其中，MDA 的产生是植物体内自由基过多引发，其累积程度反映了植物的自由基状态，从侧面表明了植株对环境胁迫的响应能力[19]。本研究发现，盐碱胁迫 120 d，LS 和 MS 组 MDA 含量与同期 CK 组无显著差异，盐碱胁迫 150 d，MS 组菊芋 MDA 含量较其他两组有明显的增加趋势。梁培鑫等[20]研究发现，在低浓度盐碱胁迫下，油莎豆（*Cyperus esculentus*）叶片中 MDA 含量增加量较少，而在高浓度盐碱胁迫下，MDA 含量显著增加，这与水稻(*Oryza sativa*)、高粱（*Sorghum grains*）叶片中 MDA 的含量变化相一致[21-22]。这说明植物膜结构在低浓度盐碱胁迫下受到的伤害较小，高浓度盐碱胁迫下受到较大伤害。在本研究中，LS 组菊芋膜结构在盐碱胁迫 120 d 和 150 d、MS 组菊芋膜结构在盐碱胁迫 120 d 受到的伤害较小，MS 组菊芋膜结构在盐碱胁迫 150 d 受到严重损伤。

逆境胁迫下植物体内会产生大量氧自由基，植物自身通过提高抗氧化酶活性（SOD、CAT、POD）清除体内的氧自由基，这对于植物适应逆境和减少伤害起着重要作用[23]。SOD 主要将氧自由基转变为 H_2O_2，CAT 和 POD 主要清除过氧化物[24]。通过研究菊芋叶片在逆境下的抗氧化酶系统活性，首先可以发现在经历一段时间的盐碱胁迫后，菊芋体内 SOD、CAT、POD 活性均有明显增强，且盐碱强度越大，增强越明显。这与前人对紫花苜蓿[25]、蜡梅（*Chimonanthus praecox*）[26]的研究结果相似。同时比较盐碱胁迫下的试验组，发现这三个酶活性变化随盐碱强度和生长期的不同而有所差异。SOD 活性和 CAT 活性表现基本一致，在测定期间 MS 和 LS 组均显著高于 CK 组（$P<0.05$），说明菊芋在盐碱胁迫下通过自身调节机制，诱导增强 SOD 活性清除体内产生的 O_2^-，同时通过提高 CAT 活性来分解 SOD 歧化产生的 H_2O_2，减少盐碱胁迫带来的伤害。盐碱胁迫 150 d，MS 组 CAT 活性的增加幅度较 LS 组有降低的趋势。说明在较高强度的盐碱环境下，长时间的胁迫会限制 CAT 的调节功能。目前已有研究显示，植物体内抗氧化酶系统在一定程度上发挥作用，而在胁迫强度大于其承载力时，这些酶活性会降低，表现为先升高后降低[27]。而 POD 活性表现较前两者有所不同，可以看出在盐碱胁迫 120 d 和 150 d，MS 组 POD 活性显著高于其他两组（$P < 0.05$），而 LS 组与 CK 组未存在显著差异，这可能是因为随着盐碱胁迫时间的延长，高活性的 SOD 酶导致 MS 组菊芋体内 H_2O_2 的大量积累，而过氧化物的清除需要依赖 POD 酶[28]。POD 的催化氧化作用可以加速酚类和胺类化合物的降解，减轻有害产物的毒性，并减少细胞的氧化损伤[11]。

4　结　论

不同盐碱胁迫强度下菊芋叶片中可溶性糖、脯氨酸和可溶性蛋白等有机渗透调节物质含量均出现增加，且在盐碱胁迫 150 d，LS、MS 组菊芋叶片可溶性蛋白、可溶性糖和脯氨酸含量显著高于同期 CK 组。随着盐碱胁迫强度的增加，菊芋叶片 SOD、POD、CAT 等抗氧化酶系统活性指标均表现出上升趋势，但随着盐碱胁迫下菊芋的生长，MS 组 CAT 活性的增加幅度较 LS 组有降低的趋势。说明在较高强度的盐碱环境下，长时间的胁迫会限制 CAT 的调节功能。综上所述，盐碱胁迫下，菊芋可通过有机渗透物质和抗氧化酶系统活性的调节维持逆境下植物细胞内外水分平衡和膜结构的完整性，抵御因胁迫而造成对植物新陈代谢的影响，从而保证其正常的生理活动。但当胁迫强度超过植物的承受能

力时，菊芋的调节能力会受到一定程度的抑制。

参考文献(References)：

[1] Parida A K, Das A B. Salt tolerance and salinity effects on plants: A review[J]. Ecotoxicology and Environmental Safety, 2005, 60(3): 324−349.

[2] Munns R, Tester M. Mechanisms of salinity tolerance[J]. Annual Review of Plant Biology, 2008, 59(7): 651−681.

[3] 张磊, 侯云鹏, 王立春. 盐碱胁迫对植物的影响及提高植物耐盐碱性的方法[J]. 东北农业科学, 2018, 43(4): 11−16. [Zhang Lei, Hou Yunpeng, Wang Lichun. Effect of alkaline salt stress on plant and method of enhancing saline- alkali resistance[J]. Journal of Northeast Agricultural Sciences, 2018, 43(4): 11−16.]

[4] Wang W X, Vinocur B, Altman A. Plant responses to drought, salinity and extreme temperatures: Towards genetic engineering for stress tolerance[J]. Planta, 2003, 218(1): 1−14.

[5] Rozema J, Flowers T. Crops for a salinized world[J]. Science, 2008, 322(5907): 1478−1480.

[6] 邓文浩, 吕新芳. 大叶藻耐盐机理的研究进展[J]. 植物生理学报, 2018, 54(5): 718−724. [Deng Wenhao, Lv Xinfang. Advances in studies on salt-tolerance mechanism of *Zostera marina*[J]. Plant Physiology Journal, 2018, 54(5): 718−724.]

[7] Qi X L, Xu W G, Zhang J Z, et al. Physiological characteristics and metabolomics of transgenic wheat containing the maize C4 phosphoenolpyruvate carboxylase (PEPC) gene under high temperature stress[J]. Protoplasma, 2016, 254(2): 1017−1030.

[8] 李子英, 丛日春, 杨庆山, 等. 盐碱胁迫对柳树幼苗生长和渗透调节物质含量的影响[J]. 生态学报, 2017, 37(24): 8511−8517. [Li Ziying, Cong Richun, Yang Qingshan, et al. Effects of saline-alkali stress on growth and osmotic adjustment substances in willow seedlings[J]. Acta Ecologica Sinica, 2017, 37(24): 8511−8517.]

[9] 袁琳, 克热木·伊力, 张利权. NaCl胁迫对阿月浑子实生苗活性氧代谢与细胞膜稳定性的影响[J]. 植物生态学报, 2005, 6(43): 119−125. [Yuan Lin, Karim Ali, Zhang Liquan. Effects of NaCl stress on active oxygen metabolism and membrane stability in *Pistacia vera* seedlings[J]. Acta Phytoecologica Sinica, 2005, 6(43): 119−125.]

[10] 许盼云, 吴玉霞, 何天明. 植物对盐碱胁迫的适应机理研究进展[J]. 中国野生植物资源, 2020, 39(10): 41−49. [Xu Panyun, Wu Yuxia, He Tianming. Research progress on adaptation mechanism of plants to saline-alkali stress[J]. Chinese Wild Plant Resources, 2020, 39(10): 41−49.]

[11] 王宝强, 赵颖, 朱晓林, 等. 盐碱胁迫对藜麦幼苗叶片光合特性及抗氧化系统的影响[J]. 草地学报, 2021, 29(8): 1689−1696. [Wang Baoqiang, Zhao Ying, Zhu Xiaolin, et al. Effects of saline-alkali stress on photosynthesis characteristics and antioxidant system in Quinoa seedlings leaf[J]. Acta Agrestia Sinica, 2021, 29(8): 1689−1696.]

[12] 韩东洺, 张喜洋, 庞秋颖, 等. 萌芽菊芋块茎对盐碱土壤胁迫的生理响应[J]. 生态学报, 2017, 37(4): 1244−1251. [Han Dongming, Zhang Xiyang, Pang Qiuying, et al. Physiological response of sprouting *Jerusalem artichoke* tubers to saline- alkali stress[J]. Acta Ecologica Sinica, 2017, 37(4): 1244−1251.]

[13] 高凯, 高阳, 朱铁霞, 等. 盐碱胁迫对菊芋块茎萌发及幼苗生长的影响[J]. 草业科学, 2018, 35(12): 2915−2923. [Gao Kai, Gao Yang, Zhu Tiexia, et al. Effect of saline-alkali stress on tuber germination and seedling growth of *Helianthus tuberosus*[J]. Pratacultural Science, 2018, 35(12): 2915−2923.]

[14] 张蜀秋, 韩玉珍, 李云. 植物生理学实验技术教程[M]. 北京: 科学出版社, 2011. [Zhang Shuqiu, Han Yuzhen, Li Yun. Plant Physiology Experimental Technology Course[M]. Beijing: Science Press, 2011.]

[15] 李合生. 植物生理生化实验原理和技术[M]. 北京: 高等教育出版社, 2000. [Li Hesheng. Principles and Techniques of Plant Physiology and Biochemistry Experiments[M]. Beijing: Higher Education Press, 2000.]

[16] 孙聪聪, 赵海燕, 郑彩霞. NaCl胁迫对银杏幼树渗透调节物质及脯氨酸代谢的影响[J]. 植物生理学报, 2017, 53(3): 470−476. [Sun Congcong, Zhao Haiyan, Zheng Caixia. Effects of NaCl stress on osmolyte and proline metabolism in *Ginkgo biloba* seedling[J]. Plant Physiology Journal, 2017, 53(3): 470−476.]

[17] 张永锋, 梁正伟, 隋丽, 等. 盐碱胁迫对苗期紫花苜蓿生理特性的影响[J]. 草业学报, 2009, 18(4): 230−235. [Zhang Yongfeng, Liang Zhengwei, Sui Li, et al. Effect on physiological characteristic of *Medicago sativa* under saline- alkali stress at seeding stage [J]. Acta Prataculturae Sinica, 2009, 18(4): 230−235.]

[18] 赵卓雅, 袁琳芳, 汪文潇, 等. 盐碱胁迫对榉树幼苗渗透调节的影响[J]. 安徽农学通报, 2020, 26(1): 16−18. [Zhao Zhuoya, Yuan Linfang, Wang Wenxiao, et al. Effects of saline-alkali stress on osmotic adjustment of *Zelkova schneideriana* seedlings[J]. Anhui Agricultural Science Bulletin, 2020, 26(1): 16−18.]

[19] Amiri A, Baninasab B, Ghobadi C, et al. Zinc soil application enhances photosynthetic capacity and antioxidant enzyme activities in almond seedlings affected by salinity stress[J]. Photosynthetica, 2016, 54(2): 267−274.

[20] 梁培鑫, 唐榕, 郭睿, 等. 混合盐碱胁迫对油莎豆生长及生理性状的影响[J]. 干旱区资源与环境, 2022, 36(10): 185−192. [Liang Peixin, Tang Rong, Guo Rui, et al. Effect of mixed salt- alkaline stress on growth and physiological characteristics in *Cyperus esculentus* L.[J]. Journal of Arid Land Resources and Environment, 2022, 36(10): 185−192.]

[21] Hazman M, Hause B, Eiche E, et al. Increased tolerance to salt stress in OPDA- deficient rice Allene Oxide Cyclase mutants is linked to an increased ROS- scavenging activity[J]. Journal of Experimental Botany, 2015, 66(11): 3339−3352.

[22] 徐宁, 曹娜, 王闯, 等. NaCl胁迫对野生和栽培品种高粱种子萌发和幼苗生理特性的影响[J]. 江苏农业科学, 2018, 46(18): 55−57. [Xu Ning, Cao Na, Wang Chuang, et al. Effects of NaCl stress on seed germination and seedling physiological characteristics of wild and cultivar sorghum[J]. Jiangsu Agricultural Sciences, 2018,

46(18): 55−57.]

[23] 李玉梅, 郭修武, 代汉萍. 牛叠肚幼苗对盐碱胁迫的生理响应及其耐盐阈值[J]. 西北植物学报, 2014, 34(6): 1213−1219. [Li Yumei, Guo Xiuwu, Dai Hanping. Physiological response of *Rubus crataegifolius* bges. seedlings to saline stress and its salt tolerance threshold[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2014, 34(6): 1213−1219.]

[24] 王鑫, 朱悦, 刘滨硕, 等. 盐碱胁迫下羊草抗氧化酶活性的变化[J]. 江苏农业科学, 2015, 43(5): 209−211. [Wang Xin, Zhu Yue, Liu Binshuo, et al. Changes in antioxidant enzyme activity of *Leymus chinensis* under salt alkali stress[J]. Jiangsu Agricultural Sciences, 2015, 43(5): 209−211.]

[25] 李波, 林浩. 紫花苜蓿对苏打盐碱胁迫的生理响应[J]. 黑龙江畜牧兽医, 2018, 61(1): 168−170. [Li Bo, Lin Hao. Physiological response of alfalfa to soda saline alkali stress[J]. Heilongjiang Animal Science and Veterinary Medicine, 2018, 61(1): 168−170.]

[26] 李海燕, 邵金彩, 王静, 等. NaCl胁迫对5年生蜡梅生长及生理特性的影响[J]. 东北林业大学学报, 2021, 49(3): 31−38. [Li Haiyan, Shao Jincai, Wang Jing, et al. Effects of NaCl stress on the growth and physiological characteristics of five-year *Chimonanthus praecox*[J]. Journal of Northeast Forestry University, 2021, 49(3): 31−38.]

[27] Meloni D A, Oliva M A, Martinez C A, et al. Photosynthesis and activity of superoxide dismutase, peroxidase and glutathione reductase in cotton under salt stress[J]. Environmental and Experimental Botany, 2003, 49(1): 69−76.

[28] 田小磊, 吴晓岚, 李云, 等. 盐胁迫条件下γ-氨基丁酸对玉米幼苗SOD、POD及CAT活性的影响[J]. 实验生物学报, 2005, 38(1): 75−79. [Tian Xiaolei, Wu Xiaolan, Li Yun, et al. The effect of gamma-aminobutyric acid in superoxide dismutase, peroxidase and catalase activity response to salt stress in maize seedling[J]. Journal of Molecular Cell Biology, 2005, 38(1): 75−79.]

Effects of saline-alkali stress on organic osmoregulatory substances and antioxidant enzyme systems of *Helianthus tuberosus*

QIAN Yue[1,2], LI Siyuan[1,2], RAO Liangyi[1,2]

(1. School of Soil and Water Conservation, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China; 2. Engineering Research Center of Forestry Ecological Engineering of Ministry of Education, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China)

Abstract: To reveal the physiological response of typical crops to saline-alkali stress, we selected Jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus*) as our research object. We set up three different treatments: a complete nutrient soil group (CK), a light saline-alkali soil group (LS), and a moderate saline-alkali soil group (MS). Changes in physiological indicators, such as organic osmoregulatory substances (soluble sugar, soluble protein, and proline); malondialdehyde (MDA) content; and activities of antioxidant enzyme systems [superoxide dismutase (SOD), peroxide dismutase (POD), and catalase (CAT)] of *Helianthus tuberosus* were investigated. The results showed the following: (1) The content of organic osmoregulatory substances in Jerusalem artichoke leaves, including soluble sugar, proline, and soluble protein, increased under different intensities of saline-alkali stress. (2) The groups had no significant differences in MDA content. However, with increased saline-alkali stress intensity, the activity indexes of antioxidant enzyme systems, such as SOD, POD, and CAT, in Jerusalem artichoke leaves showed an upward trend. After 150 days of saline-alkali stress, the SOD activity in the LS and MS groups increased significantly by 22.13% and 26.49%, respectively, compared to the CK group. Additionally, CAT activity in the LS and MS groups increased significantly by 81.66% and 92.38%, respectively, compared to the CK group ($P < 0.05$). Moreover, POD activity in the MS group was significantly higher than in the CK group during the same period. The above findings demonstrate that *Helianthus tuberosus* can adapt to a saline-alkali environment by increasing the content of osmoregulatory substances (soluble sugar, soluble protein, and proline) and activating the antioxidant enzyme system (SOD, CAT, and POD), indicating its strong tolerance to saline-alkali stress.

Keywords: salt-alkali stress; *Helianthus tuberosus*; organic osmoregulatory substances; antioxidant enzyme systems